植 物 分 类 与 资 源 学 报　2013，35（6）：701～705
Plant Diversity and Resources　DOI：10.7677/ynzwyj201313166

关于 iFlora 核心数据建设中的一些思考*

杭悦宇，孙小芹，李密密
（江苏省中国科学院植物研究所 江苏省植物迁地保护重点实验室，江苏 南京　210014）

摘要：物种是 iFlora 数据采集的基本对象，但我们面临的植物是一个庞大、复杂的体系，没有正确的分类认识和物种鉴定方法，就不能保证 iFlora 的准确构建。目前植物中存在着不少数量的疑难种、争议种，已定种分类界限的准确性以及复杂的种下分类单位，都给 iFlora 的构建带来了较大的问题。本文以作者近年来研究的薯蓣科（Dioscoreaceae）薯蓣属（*Dioscorea* L.）、蓼科（Polygonaceae）何首乌（*Polygonum multiflorum* Thuna.）、唇形科（Lamiaceae）夏枯草属（*Prunella* L.）等为主要例子，对 iFlora 核心数据中的 DNA 条形码信息及基础数据中形态学分类信息的建设提出几点思考。重点提出，关注物种尤其是广布种，由于其分布范围广泛，在不同分布区个体常表现出连续变化特征，而实际工作中往往会出现忽略连续变化特征而把 1 个种在分布区端点的居群鉴定为不同种的问题；因此应关注种的居群 DNA 条形码的变异幅度。

关键词：iFlora；核心数据；种的界定；DNA 条形码；变异幅度
中图分类号：Q 948.2　**文献标识码**：A　**文章编号**：2095-0845(2013)06-701-05

Some Considerations on the Establishment of an Essential Database in iFlora*

HANG Yue-Yu, SUN Xiao-Qin, LI Mi-Mi
(*Jiangsu Province and the Chinese Academy of Sciences　Jiangsu Province Key Laboratory for Plant Ex-situ Conservation, Institute of Botany*, Naniing 210014, China)

Abstract: Because of the complexity of plant diversity, we cannot guarantee the accuracy of an iFlora if there is no proper understanding of methods of species identification and classification. The existence of a large number of "difficult" and controversial species, as well as taxonomic variation within species, will further add problems to the construction of such a flora. In this paper, we consider DNA barcoding information and morphological classification with reference to our recent studies of *Dioscorea* L. (Dioscoreaceae), *Polygonum multiflorum* Thuna. (Polygonum), *Prunella* L. (Lamiaceae). We point out that for widely distributed species in these groups we might often ignore continuous variation that links what might be described as different species, but which are better considered as divergent populations of the same species. In such cases, variation in DNA barcodes could exist between populations of one species, which might cause confusion in species identification in an iFlora.

Key words: iFlora; Essential database; Species limitation; DNA barcodes; Variation range

基于植物学与信息技术的高速发展，以及社会公众、国家相关行业和部门对植物物种认知的广泛需求，新一代植物志（iFlora）研究计划应运而生，其将植物学、分子生物学与信息技术等多学科相结合，依据传统植物分类学及相关学科的研究基础，融入现代 DNA 测序技术，应用

* 基金项目：中国科学院国家重大科学装置开放研究经费（2009-LSF-GBOWS-01）；DUS 测试品种信息 DNA 测试技术研究（公益性行业（农业）科研专项 200903008-02-05）；江苏省自然科学基金重点项目（BK2005206）；科技部科技基础性工作专项项目（2013FY112600）
收稿日期：2013-08-30，2013-09-06 接受发表
作者简介：杭悦宇（1961-）女，博士，研究员，主要从事植物系统与演化研究。E-mail：hangyueyu@gmail.com

高速发展的信息、网络技术及云计算分析平台，收集、整合和管理植物物种相关信息，旨在为植物学家、政府部门、相关行业和社会公众提供能够便捷、准确识别植物和获取相关信息的智能植物志（智能装备）(李德铢等, 2012)。

物种是 iFlora 数据采集的基本对象，但我们面临的植物是一个庞大而复杂的体系，没有正确的分类认识和物种鉴定方法，就不能保证 iFlora 的准确构建。而目前植物中存在着不少的疑难种、争议种，已定种分类界限的准确性以及繁多、复杂的种下分类单位，都给 iFlora 的构建带来了较大的问题。

按照定义，iFlora 数据信息一般分为三级(三类)，即核心数据（一级信息，包括 DNA 条形码数据、关键识别特征、植物图像识别数据和分子系统发育核心数据)、基础数据（二级信息，包括分类学名称、形态学描述、生境、物候特征、出现频度、种数及分布、模式信息、经济用途、形态学分类研究历史、物种名单）和拓展数据（三级信息，包括分支学科解剖学、胚胎学、孢粉学、种子形态学、传粉生物学、染色体、次生代谢产物、植物共生关系、生物地理学、民族植物学、保护状况、植物栽培方法）(陆露等, 2012)。

本文将主要以作者近年来研究的薯蓣科(Dioscoreaceae) 薯蓣属（*Dioscorea* L.)、蓼科(Polygonaceae) 何首乌（*Polygonum multiflorum* Thuna.)、唇形科（Lamiaceae）夏枯草属（*Prunella* L.）为例，对 iFlora 核心数据中的 DNA 条形码信息及基础数据中形态学分类信息的建设提出几点思考。

1 关于对 iFlora 核心数据建设中种的界定的思考

一般来说，形态描述和种类鉴定是抽象和主观的，因此，对于种的概念有认识和标准限制，如因为对一些性状的变异幅度认识不够，常导致许多所谓的“种”仅仅是一些极端变异类型或中间类型；因为未找到相对稳定而重要的分类性状，导致一些种的鉴定仍存疑；另外，存在着许多同物异名、名实不符的分类学问题等等。这也是多年来植物志不断修订、分类修订研究项目持续支持和分类文章不断发表的根本原因。

很多物种尤其是广布种，由于分布范围广泛，在不同分布区个体常表现出连续变化特征，因此往往会忽略连续变化特征而把 1 个种在分布区端点的居群鉴定为不同种。如“*Flora of China*”（Shi and Greuter，in prep）记载中国夏枯草属有夏枯草（*P. vulgaris* Linn.)、山菠菜（*P. asiatica* Nakai.)、硬毛夏枯草（*P. hispida* Benth.）和大花夏枯草（*P. grandiflora*（Linn.）Jacq.）4 种，其中大花夏枯草为引种栽培种，从形态和分布上看，在《中国植物志》、地方植物志和药学著作中，中药夏枯草的基源植物、夏枯草和山菠菜的分类及分布记载出现很多相互矛盾的地方。“*Flora of China*”记载江苏、安徽无夏枯草有山菠菜分布，而地方志记载正好相反等，反映了这 2 个种的鉴定、分类比较混乱。很多研究表明，夏枯草、山菠菜、硬毛夏枯草形态上十分相似(王海波等, 1996)，而各类植物志中对于这 2 个种的形态特征描述有很多矛盾、交叉和混乱的记载，它们的区别仅在茎毛被的多少及叶片的一些数量特征，特别是山菠菜与夏枯草的主要区别仅仅是花冠的长短和花冠/花萼之比等。另外发现在夏枯草和山菠菜分布的交叉区域内，两者鉴别十分困难，因此有很多学者建议将山菠菜、夏枯草和硬毛夏枯草并为一种。我们通过对夏枯草 4 种及全部分布区居群的 ITS 序列及 RAPD-SCAR 标记的研究表明，夏枯草、山菠菜、硬毛夏枯草的 ITS 序列有非常明显的交叉和过渡，特别是不同地区分布的夏枯草的序列变异非常大，有个别与山菠菜的序列完全一致；而分布局限的硬毛夏枯草 ITS 序列的鉴别位点一半同夏枯草，一半同山菠菜，反映了和夏枯草、山菠菜的特殊关联。用最大简约法和邻接法构建的聚类图表明，夏枯草、山菠菜和硬毛夏枯草间的亲缘关系很近，印证了夏枯草属的夏枯草、硬毛夏枯草和山菠菜这 3 个“小种”应为一个种（Sun 等, 2010)。我们又通过 RAPD 扩增，分别在引物 AU06（5′-TCTCTAGGGG-3′）和 AU11（5′-CTTCTCGGTC-3′）的扩增产物中获得夏枯草与物种、区域道地性相关的特异性谱带，将这 2 个标记转化为 SCAR 标记并进行单株检测，研究表明与山菠菜物种道地性相关的 RAPD-SCAR 标记在大花夏枯

草中未出现，而山菠菜一些个体未出现 SCAR 带，夏枯草大部分个体扩出了 SCAR 带，硬毛夏枯草的所有个体都出现 SCAR 带，再次证明了夏枯草、山菠菜、硬毛夏枯草没有非常明显的界限（Sun 等，2011）。

同样的问题还存在在苍术属中。《中国植物志》（林镕和石铸，1987）记载苍术属 5 种，即苍术（*A. lancea*（Thunb）DC.）、朝鲜苍术（*A. coreana*（Hand. Mazz.）Kitam.）、关苍术（*A. japonica* Koidz. cx Kitam.）、鄂西苍术（*A. carlinoides*（Nakai）Kitam.）和白术（*A. macrocephala* Koidz），"*Flora of China*" 记载苍术属 4 种，将关苍术合并入苍术。《中国高等植物图鉴》（1975）、"*Flora of Taiwan*"（1998）及 2010 版的《中华人民共和国药典》承认有南苍术和北苍术之分而不认同《中国植物志》将其合并为苍术；刘慎谔（1959）将朝鲜苍术定为北苍术的变种；胡世林（2000）认为苍术是受地理环境影响很大的复合体，将苍术又分为南苍术（江苏分布）、罗田苍术（*A. lancea*（Thunb.）DC. subsp. *luotianensis* Hu et Feng）（秦岭以南）、北苍术（*A. lancea*（Thunb.）DC. var. *chinensis*（DC.）Koidz）（秦岭以北）等 3 个异域变异等，使得苍术属的种的分类界定成为复杂问题。事实上，根据形态特征，南苍术和北苍术的区别为前者上部叶多不裂，边缘有不规则细锯齿，下部叶不裂或 3 裂，无柄或稍有柄；后者上部叶 3 ~ 5 羽状浅裂或不裂，叶缘有不规则刺状，下部叶羽状 5 深裂，无叶柄；单株可并存裂叶和全缘叶，无叶柄到具有较长的叶柄（肖培根，2002）。朝鲜苍术为不分裂全缘叶，无叶柄；关苍术和白术中下部叶是 3 ~ 5 羽状全裂，具有较长的叶柄，上部兼杂有不分裂的叶（林镕和石铸，1987）。因此可以看出，苍术属植物的叶形和叶柄在各种间是过渡或交叉的，无法非常准确界定（葛燕芬，2007）。从分子遗传的研究结果看，南苍术和关苍术的 *trn*K 基因 1 区（Mizukami 等，1998）、*rbc*L 序列（清水亮辅，1998）、*trn*L-F 序列（Sun 等，2012a；葛燕芬等，2007b）和 *mat*K 序列（Mizukami 等，1998）完全一致，北苍术和朝鲜苍术的 ITS 区序列一致完全（Cheng 等，1997；Shiba 等，2006），因此苍术属植物的种的分类值得商榷。从《中国植物志》（林镕和石铸，1987）将南、北苍术合并为苍术，"*Flora of China*"（Shi and Greuter，in prep）又将南、北苍术及关苍术合并为苍术，可以看出，实际上苍术属几种的形态分类标准一直在变化，但仍然不完善。如 "*Flora of China*" 以茎生叶是否有柄作为区分种类第一要素，但归入茎生叶有柄类的苍术有很多个体茎生叶是无柄的（葛燕芬，2007a），也表明了按照形态分类来区分种的困难性。

牛角藓群体中（吴玉环等，2005），牛角藓植物体大小、叶形和角部细胞等形态特征变异非常大，且表现出明显的依生态环境不同而相异的特点，有研究根据其形态变化发表了中国牛角藓 17 个新种（Redfearn 等，1996；白学良与赵尊田，1997；Wilk 等，1959），而依据 RAPD 分析发现，来自中国 9 个不同居群的牛角藓样品应为同一物种（李鹏勃等，2011）。景烈杜鹃（*Rhododendron tsoi* Merr.）及其相似类群的分类处理上也有很大分歧，不同分类系统分别有将其相似类群作为景烈杜鹃的异名（Chamberlain 等，1990；耿玉英，2004）及将相似类群均独立成种（何明友，1994；He 等，2005）等处理，而金孝锋等（2009）通过对景烈杜鹃及其相似类群相关形态性状的综合分析发现，它们的区别仅在于叶片的某几个性状如叶片大小、形状、叶片先端形态和叶被的毛被特征等，认为以往将相似类群作"种"级处理不平衡，采用"变种"更为合适，从而在景烈杜鹃种下确定了 1 个种和 4 个变种。

此外，一些疑难种的鉴定也是 iFlora 核心数据建设中的突出问题。如乌头属（*Aconitum* L.）植物种的划分非常难以把握，其形状变异复杂而且彼此常常缺少相关性，对该属许多种类的界定至今未达成共识。花梗的毛被通常被视为乌头属中最重要的分类性状之一，但在一些类群，其毛被性状却表现了极为复杂的变异，如刷经寺乌头（*A. fangianum* W. T. Wang）与冯氏乌头（*A. fengii* W. T. Wang），其花梗毛被表现了多种变异，在居群间和同一居群内的变化都很大，花梗无毛、花梗被开展毛和花梗被卷曲毛的个体混杂在一起，而过去将这些不同毛被类型的个体描述为不同的种类（罗艳和杨亲二，2005）。

这样的问题在基于形态的分类中大量存在，

因此，对于种的鉴定以及种下单位的分类界定在 iFlora 的建设中非常重要。

2 植物种下单位 DNA 条形码在 iFlora 核心数据建设中的运用

DNA 条形码信息作为连接物种和其遗传信息强有力的链条，是 iFlora 核心数据中的关键信息（Hebert 等，2003；Hollingsworth 等，2011；Yang 等，2012；李德铢等，2012）。近年来 DNA 条形码技术在鉴定植物科、属、种水平已取得良好研究成果，但种下单位 DNA 条形码的研究并没有引起足够的关注（Xiang 等，2011；Fu 等，2011；Gu 等，2011）。

基于对一些性状的变异幅度认识不够，常会带来种的分类界定的不完善，而种下单位的 DNA 条形码研究将为这些问题的解决提供参考与依据，同时也可以正确认识种下单位的 DNA 条形码变异幅度。我们通过对中国薯蓣属、蓼科何首乌等类群的研究发现，种下单位 DNA 条形码变异是个值得关注的问题。

我们选择了中国薯蓣属 42 个种 156 份样品进行 *mat*K、*rbc*L 和 *psb*A-*trn*H 三个 DNA 条形码序列进行分析与评估，研究发现，一些类群的 DNA 条形码种下变异幅度很大，有的甚至超过了该种与近缘种间，如柴黄姜（*D. nipponica* Makino sub. *rosthornii*（Prain et Burkill）C. T. Ting）为穿龙薯蓣（*D. nipponica* Makino）的亚种，穿龙薯蓣与柴黄姜之间的遗传相似度分别高于穿龙薯蓣 4 个居群间及柴黄姜 5 个居群间；粉背薯蓣（*D. collettii* Hook. f. var. *hypoglauca*（Palibin）C. T. Ting *et al.*）为叉蕊薯蓣（*D. collettii* Hook. f.）的变种，叉蕊薯蓣与粉背薯蓣间遗传相似度也分别高于叉蕊薯蓣 4 个居群间及粉背薯蓣 4 个居群间；盾叶薯蓣（*D. zingiberensis* C. H. Wright）的 10 个居群遗传变异幅度很大，不同居群甚至存在大片段的插入缺失，盾叶薯蓣 10 个居群间的遗传相似度低于盾叶薯蓣与亲缘关系相近的种小花盾叶薯蓣（*D. parviflora* C. T. Ting）间（Sun 等，2012b）。此外，在胡桃科（Juglandaceae）5 属 54 种、防己科（Menispermaceae）崖爬藤属（*Tetrastigma* Planch.）23 种、木犀科（Oleaceae）女贞属（*Ligustrum* L.）18 种中应用 DNA 条形码 *mat*K、*rbc*L、*psb*A-*trn*H 和 ITS 进行研究时均发现，种间遗传相似度均高于居群间遗传相似度（Xiang 等，2011；Fu 等，2011；Gu 等，2011）。同样，条形码序列有可能在个体间的差异大于居群间。我们在对分布于中国 17 个省的野生何首乌和 4 个栽培何首乌的 105 份样品进行 *mat*K、*rbc*L、*psb*A-*trn*H 和 ITS2 等 4 个 DNA 条形码的分析、评估与研究中发现，山东、广西、云南、上海各居群内 5 个个体间 *psb*A-*trn*H 序列差异很大，居群间遗传相似度均高于居群内个体间的遗传相似度（白明明等，2012；Sun 等，2013）。

因此，在 iFlora 核心数据建设中关注上述两个问题，有可能会带来两个成果，一是改正分类，通过正确的认识种及种下分类单位的变异式样及幅度，从而抽提出基于种的稳定一致的、区别于其他种的变异作为可靠的分种依据；二是使得 DNA 条形码更有标志性，通过种下单位 DNA 条形码的研究，尽可能多的发掘该种与其他种的鉴别性变异位点，从而为每个物种打上专一性的标签。

〔参 考 文 献〕

白学良，赵尊田，1997. 内蒙古苔藓志［M］. 呼和浩特：内蒙古大学出版社，384—419

葛燕芬，2007a. 苍术属（*Atractylodes* DC.）植物遗传关系及分子鉴别研究［C］. 南京：江苏省中国科学院植物研究所，15—35

何明友，1994. 映山红亚属［A］. 见：胡琳贞，方明渊，中国植物志［M］. 北京：科学出版社，392—417

林镕，石铸，1987. 中国植物志 第78卷1分册［M］. 北京：科学出版社，23—28

刘慎谔，1959. 东北植物检索表［M］. 北京：科学出版社，410

王海波，张芝玉，苏中武，1996. 夏枯草及其混用品果穗的形态、显微鉴别［J］. 中药材，**19**（8）：398—400

吴玉环，高谦，曹同，2005. 柳叶藓科［A］. 见：胡人亮，王幼芳，中国苔藓志 第7卷［M］. 北京：科学出版社，6—12

肖培根，2002. 新编中药志 第1卷［M］. 北京：化学工业出版社，501—603

中国科学院植物研究所编，1975. 中国高等植物图鉴 第4册［M］. 北京：科学出版社，601—604

中华人民共和国药典委员会，2010. 中华人民共和国药典 2010 年版，一部［M］. 北京：中国医药科技出版社，150

Bai MM（白明明），Sun XQ（孙小芹），Guo JL（郭建林）*et al.*，2012. Study on population genetic diversity of *Fallopia multiflora*

based on *psb*A-*trn*H sequence [J]. *Journal of Plant Resources and Environment* (植物资源与环境学报), **21** (2): 36—44

Chamberlain DF, Rae SJ, 1990. A revision of *Rhododendron* IV subgenus *Tsutsui* [J]. *Edinburgh Journal of Botany*, **47**: 89—200

Editorial Committee of the Flora of Taiwan, (1993-2003). Flora of Taiwan, 2nd edn. Vols. 1-6 [M]. Taipei: Department of Botany, National Taiwan University

Fu YM, Jiang WM, Fu CX, 2011. Identification of species within Tetrastigma (Miq.) Planch. (Vitaceae) based on DNA barcoding techniques [J]. *Journal of Systematics and Evolution*, **49**: 237—245

Ge YF (葛燕芬), Hang YY (杭悦宇), Xia B (夏冰) *et al.*, 2007b. Sequencing of *trn*L-F and analysis of interspecific genetic relationship of five medicinal species in *Atractylodes* DC [J]. *Journal of Plant Resources and Environment* (植物资源与环境学报), **16** (2): 12—166

Gen YY (耿玉英), 2004. New Synonymies in the genus *Rhododendron* from China [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **42** (6): 566—570

Gu J, Su JX, Lin RZ *et al.*, 2011. Testing four proposed barcoding markers for the identification of species within *Ligustrum* L. (Oleaceae) [J]. *Journal of Systematics and Evolution*, **49**: 213—224

He MY, Chamberlain DC, 2005. *Rhododendron* subgen. *Tsutsusi* [A]. In: Wu CY, Raven PH, *Flora of China* [M]. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press

Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL *et al.*, 2003. Biological identification through DNA barcodes [J]. *Proceedings of the Royal Society of London*, *Series B*, **270**: 313—321

Hollingswoth PM, Graham SW, Little DP, 2011. Choosing and using a plant DNA barcode [J]. *PLoS ONE*, **6**: e19254

Hu SL (胡世林), Feng XF (冯学锋), Ji L (吉力) *et al.*, 2000. Atractylodes lancea and its geo-varieties [J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs* (中草药), **31** (10): 781—784

Jin XF (金孝锋), Jin SH (金水虎), Ding BY (丁炳扬) *et al.*, 2009. Taxonomic revision of *Rhododendron tsoi* (Ericaceae) and its related taxa [J]. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **45** (17): 32—37

Li DZ (李德铢), Wang YH (王雨华), Yi TS (伊廷双) *et al.*, 2012. The next generation Flora: iFlora [J]. *Plant Diversity and Resources* (植物分类与资源学报), **34** (6): 525—531

Li PB (李鹏勃), Wu YH (吴玉环), Luo H (罗昊), 2011. Study on the classification of *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce by RAPD [J]. *Journal of Hangzhou Normal University* (Natural Science Edition) (杭州师范大学学报 (自然科学版)), **10** (3): 237—241

Lu L (陆露), Wang H (王红), Li DZ (李德铢), 2012. Some considerations on data integration for the next generation Flora (iFlora) and flora revision——a case study of *Gaultheria* (Ericaceae) [J]. *Plant Diversity and Resources* (植物分类与资源学报), **34** (6): 562—584

Luo Y (罗艳), Yang QE (杨亲二), 2005. Taxonomic revision of *Aconitum* (Ranunculaceae) from Sichuan, China [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **43** (4): 289—386

Redfearn PL, Tan BC, He S, 1996. A newly updated and annotated checklist of Chinese mosses [J]. *Journal of Hattori Botanical Laboratory*, **79**: 163—357

Shi Z, Werner G, (in prep.) Atractylodes Candolle, Prodr. 7: 48. 1838. In: Flora of China Editorial Committee (ed.), *Flora of China*, Vol.20 (Asteraceae). Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. Available at: http://flora.huh.harvard.edu/china/mss/volume20/index.htm [Accessed July 2008]

Sun XQ, Bai MM, Yao H *et al.*, 2013. DNA barcoding in *Fallopia multiflora*, an indigenous herb in China [J]. *Genetics and Molecular Research*, Accepted

Sun XQ, Guo JL, Ge YF *et al.*, 2012a. Study of specific random amplification of polymorphic DNA- sequence characterized amplified region (RAPD-SCAR) marker for the endangered Chinese endemic herb *Atractylodes lancea* [J]. *Journal of Medicinal Plants Research*, **6** (21): 3774—3780

Sun XQ, Zhu YJ, Guo JL *et al.*, 2012b. DNA barcoding the *Dioscorea* in China, a vital Group in the evolution of monocotyledon: use of *mat*K gene for species discrimination [J]. *PLoS ONE*, **7** (2): e32057

Sun XQ, Wei YL, Wu BC *et al.*, 2010. Molecular identification of original plants of *Spica prunellae* based on ITS sequence [J]. *Journal of Medicinal Plants Research*, **4** (19): 1948—1953

Sun XQ, Wei YL, Zhou YF *et al.*, 2011. Development of species- and region- specific RAPD-SCAR markers for identification of the genuineness of *Spica prunellae* (Lamiaceae) [J]. *Journal of Medicinal Plants Research*, **5** (9): 1677—1684

Yang JB, Wang YP, Michael M *et al.*, 2012. Applying plant DNA barcodes to identify species of *Parnassia* (Parnassiaceae) [J]. *Molecular Ecology Resources*, **12**: 267—275

Xiang XG, Zhang JB, Lu AM *et al.*, 2011. Molecular identification of species in Juglandaceae: A tiered method [J]. *Journal of Systematics and Evolution*, **49**: 252—260

Wijk R, Margardant WD, Florschutz PA, 1959. Index Museorum: Volume 1 [M]. Utrecht: International bureau for plant taxonomy and nomenclature of the international association for plant taxonomy, 1—548